Vestnik zoologii, **34**(1–2): 63–70, 2000

УДК 597.583.1

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕРША *STIZOSTEDION VOLGENSIS* ДНЕПРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Р. А. Новицкий, А. В. Жуков

Днепропетровский университет, ул. Козакова, 24, корп. 17, Днепропетровск, 49050 Украина

Получено 29 января 1998

Внутрипопуляционный полиморфизм берша *Stizostedion volgensis* Днепровского водохранилища. Новицкий Р. А., Жуков А. В. — На основании морфологического анализа рыб, собранных в Днепровском водохранилище в 1994–1997 гг., определена дифференциация популяции берша *Stizostedion volgensis* (Gmelin, 1788). Выявлено присутствие 2 локальных группировок относительно участков водохранилища: среднего и нижнего. Предполагается адаптивное значение различий каждой из группировок, которые обусловлены экологическими условиями обитания.

Ключевые слова: Percidae, берш, *Stizostedion volgensis*, Днепровское водохранилище, адаптация.

Differentiation Inside a Population of Volga Zander *Stizostedion volgensis* from the Dneprovskoye Reservoir. Novitsky R. A., Zhykov A. V. — On the basis of morphological analisys of the fishes of species *Stizostedion volgensis* (Gmelin, 1788) sampled from Dneprovskoye reservoir in 1994–1997 the differentiation of population was found. The occurence of two local groupes was detected according to middle and low parts of reservoir. It was proposed that adaptive distinction of fish morphological parameters is due to ecological condition.

Key words: Percidae, Volga zander, Dneprovskoye reservoir, adaptation.

Введение

Берш *Stizostedion volgensis* (Gmelin, 1788) известен для водоемов, относящихся к бассейнам Каспийского, Азовского и Черного морей. Л. А. Кудерский (1966) подчеркивал, что берш имеет ограниченную встречаемость не только в географическом отношении, но и осваивает меньшее число водоемов. После зарегулирования р. Днепр плотинами ГЭС и создания днепровских водохранилищ произошло быстрое продвижение вверх по каскаду многих представителей понто-каспийской лиманной фауны, в том числе и берша, которые вскоре вышли далеко за пределы исторически сложившейся зональности (Шерстюк и др., 1994). С 1974 г. берш впервые регистрируется в составе ихтиофауны Днепровского водохранилища.

Однако до настоящего времени изучению биологии и экологии днепровского берша уделялось мало внимания. Уместно отметить лишь работы Т. П. Даниленко (1991) по половому циклу берша Запорожского (Днепровского) водохранилища, Е. В. Федоненко (1995) по физиологическим исследованиям берша.

Целью настоящей работы является пополнение сведений о биоэкологических особенностях вида, условиях обитания берша в водохранилищных экосистемах р. Днепр (на примере Днепровского водохранилища), его адаптационных преобразованиях в процессе внутривидовой дифференциации.

Материал и методы

Материал для настоящей работы собран нами в 1994–1997 гг. из промысловых и контрольных уловов разными орудиями лова в Днепровском водохранилище. Для исследования морфотипа популяции берша проанализирована методами многомерной статистики репрезентативная выборка из 47 особей. Измерения проводились на свежем материале по общепринятой методике (Правдин, 1966). Для выяснения морфологической характеристики популяции берша исследовано 38 пластических признаков: L (SL) — длина тела до конца чешуйного покрова; H — наибольшая высота тела; h — наименьшая высота тела; aD — антедорсальное расстояние; pD — постдорсальное; aV — антевен-

тральное; aP — антепектральное расстояние; PV — пектровентральное расстояние; VA — вентроанальное расстояние; Cr — наибольшая толщина тела у основания первого спинного плавника; cr — наименьшая толщина тела в районе хвостового стебля; a-A — расстояние между анусом и анальным плавником; aA — антеанальное расстояние; L caud — длина хвостового стебля; L caud. ep. — длина наибольших лучей верхней лопасти хвостового плавника; L caud. vent — длина лучей нижней лопасти хвостового плавника; L caud. cent — длина лучей центральной части хвостового плавника; c — длина головы; l1D — длина основания 1-го спинного плавника; l2D — длина основания 2-го спинного плавника; h1D — высота 1-го спинного плавника; h2D — высота 2-го спинного плавника; lP — длина грудного плавника; lV — длина брюшного плавника; lA — длина основания анального плавника; hA — наибольшая высота анального плавника; Hc — высота головы у затылка; hc — высота головы через середину глаза; Og — горизонтальный диаметр глаза; Ov — вертикальный диаметр глаза; po — заглазничное расстояние; lm — длина верхнечелюстной кости; m — ширина верхнечелюстной кости; io — ширина лба; hf — высота лба; ld — длина нижнечелюстной кости; lc — длина черепа.

В данной работе при анализе билатеральных признаков использовали их значения на левой стороне тела.

Обработка и анализ результатов проводились в лаборатории биомониторинга НИИ биологии Днепропетровского университета. Результаты исследования рыб обработаны методами многомерной статистики на персональном компьютере класса IBM PC AT/486.

Результаты и обсуждение

Методы многомерной статистики позволяют оперировать большими массивами данных, которые возникают при морфоэкологических исследованиях. Адаптивная значимость различных морфометрических показателей рыб далеко не всегда очевидна. Задача состоит в расшифровке информации, которая содержится в характеристиках корреляционных комплексов экстерьерных признаков, и отделении ценной информации от информационного шума, который имеет место во всех биологических системах.

Многомерный факторный анализ позволяет выявить внутреннюю скрытую структуру изучаемого объекта, информация о которой содержится в различных характеристиках объекта. В данном случае характеристиками являются морфометрические показатели берша из Днепровского водохранилища (табл. 1).

Одной из важнейших целей факторного анализа является снижение размерности пространства характеристик изучаемого явления при минимизации потерь информации. В результате применения этого математического метода выявлены некоторые факторы, которые рассматриваются как новые характеристики, информационная ценность которых выше, чем ценность каждого из исходных параметров. Число выделяемых факторов равно числу исходных характеристик, но значимость факторов для целей описания процесса или объекта различна.

Обычно при факторном анализе морфометрических характеристик первая главная компонента отражает изменчивость размеров тела и взаимосвязь этого признака с прочими. С ростом размеров изменяются и прочие метрические характеристики, поэтому первая главная компонента описывает значительную долю изменчивости признаков. В варианте 1 (табл. 2) морфометрические признаки логарифмировались и стандартизировались. Первый фактор описывает 29,54% кумулятивной дисперсии. Он имеет тесную связь практически со всеми экстерьерными признаками, которые рассмотрены в нашем исследовании. Наибольшее значение для этого фактора имеют параметры, отражающие линейные размеры особей. Фактор может быть интерпретирован как интегральная характеристика общих размеров тела берша, вероятнее всего связанная с возрастной неоднородностью выборок. К аналогичным результатам приходят Ю. К. Галактионов и др., (1995). На второй и третий факторы приходится всего лишь 1,71 и 1,18% дисперсии. В такой ситуации достоверность закономерностей изменчивости, выявляемой вторым и третьим факторами является весьма проблематичной. Для того, чтобы избавиться от эффекта размеров тела, применяются различные

Таблица 1. Морфологические характеристики берша Днепровского водохранилища

Table 1. The morphological parameters of Volga zander from Dneprovskoye reservoir

Признаки	Среднее значение, мм	Доверительные пределы		Дисперсия	Стандартное отклонение
		-95,0%	+95,0%		
L	258,33	249,31	267,26	1218,95	34,91
aD	78,66	76,06	81,24	102,55	10,12
pD	43,71	42,15	45,26	36,82	6,06
aP	66,75	64,20	69,29	98,81	9,94
aV	78,44	75,79	81,09	107,17	10,35
aA	155,72	150,18	161,25	466,87	21,60
PV	15,77	14,51	17,02	24,08	4,90
a-A	13,60	12,95	14,23	6,17	2,48
VA	69,81	66,47	73,14	169,66	13,02
L caud	73,74	71,15	76,32	101,80	10,08
L caud. ep	52,23	50,24	54,21	59,91	7,74
L caud. cent	30,78	29,39	32,17	29,43	5,42
L caud. vent	48,17	46,27	50,06	54,74	7,39
H	51,27	49,40	53,13	52,91	7,27
h	22,52	21,84	23,19	6,94	2,63
Cr	34,53	33,31	35,73	22,30	4,72
cr	14,08	13,60	14,56	3,49	1,87
l1D	69,64	66,41	72,87	159,25	12,61
l2D	73,11	70,41	75,81	111,26	10,54
h1D	38,91	37,68	40,12	22,66	4,76
h2D	37,14	36,11	38,16	16,02	4,00
lP	42,62	41,23	44,01	29,40	5,42
lV	46,68	45,30	48,06	29,01	5,38
lA	29,12	28,08	30,15	16,42	4,05
c	66,26	63,93	68,58	82,47	9,08
Hc	43,27	41,80	44,72	32,31	5,68
hc	25,51	24,82	26,18	7,04	2,65
Og	15,95	15,57	16,33	2,23	1,49
Ov	13,64	13,29	13,99	1,86	1,36
po	35,77	34,51	37,02	23,91	4,89
r	16,36	15,91	16,79	2,96	1,72
lm	28,79	28,03	29,55	8,87	2,97
ld	37,75	36,64	38,85	18,68	4,32
m	7,26	7,05	7,46	0,62	0,79
io	11,04	10,69	11,38	1,80	1,34
hf	2,03	1,96	2,10	0,08	0,28
lc	59,41	57,75	61,06	41,72	6,45

способы, в том числе и регрессионное преобразование переменных, которые исследуются в факторном анализе. Аналогичное преобразование использовано нами в варианте 2. Каждый морфометрический показатель может рассматриваться как сумма трех компонентов. Первая составляющая — эффект размеров. Этот эффект описывается регрессионой моделью первого порядка между логарифмами параметра и длины тела. Вторая составляющая — специфическая особенность изменения этого показателя, которая не зависит от размеров и не описывается соответствующей размерной регрессионой моделью. Третья составляющая — ошибка эксперимента. Разность между предсказанным по уравнению регрессии значением параметра и экспериментальным зависит только от двух последних составляющих. Эта разница использовалась нами в качестве функции от исходных переменных в варианте 2 факторного анализа.

В варианте 2 нагрузки длины тела на выделенные факторы очень низки, что еще раз свидетельствует о том, что процедура регрессионного преобразования переменных устранила эффект размеров тела. Выравненность значений дисперсии, которые описываются первыми тремя факторами, гораздо выше во

Таблица 2. Факторный анализ морфометрических признаков берша Днепровского водохранилища

Table 2. The Principe Component Analisys of the morphological parameters of Volga zander from Dneprovskoye reservoir

Признаки	Вариант 1			Вариант 2		
	Факторы					
	1	2	3	1	2	3
L	0,95	-0,04	0,052	-0,008	-0,012	-0,035
aD	0,98	0,026	0,001	0,779	0,212	0,190
pD	0,91	-0,135	-0,061	0,347	-0,505	0,165
aP	0,89	0,06	0,033	0,498	0,045	-0,057
aV	0,86	0,023	0,061	0,514	0,090	0,112
aA	0,93	-0,104	-0,027	0,424	-0,054	0,509
PV	0,61	0,412	-0,534	0,372	0,392	-0,114
a-A	0,61	-0,127	-0,087	-0,008	-0,012	-0,035
VA	0,69	-0,539	0,026	0,058	-0,326	0,662
L caud	0,77	-0,512	-0,299	0,110	-0,152	0,905
L caud. ep	0,92	0,223	-0,119	0,601	0,511	-0,006
L caud. cent	0,87	0,127	-0,205	0,386	0,761	0,293
L caud. vent	0,89	0,268	-0,244	0,591	0,700	0,066
H	0,92	0,072	0,077	0,480	-0,219	-0,211
h	0,97	0,131	0,027	0,693	-0,111	-0,237
Cr	0,80	-0,094	0,291	0,331	-0,420	-0,260
cr	0,72	-0,33	-0,201	0,069	-0,317	0,344
l1D	0,62	-0,598	-0,456	0,071	-0,169	0,891
l2D	0,97	0,01	0,02	0,535	0,096	0,202
h1D	0,91	0,017	0,101	0,633	-0,107	-0,028
h2D	0,93	0,078	-0,001	0,662	0,028	-0,004
lP	0,97	0,016	0,024	0,772	0,149	0,077
lV	0,95	0,05	-0,039	0,759	0,172	0,066
lA	0,89	-0,064	0,117	0,425	-0,321	-0,032
c	0,98	0,118	0,052	0,452	0,622	0,121
Hc	0,89	-0,013	0,0231	0,569	-0,406	-0,164
hc	0,96	0,005	0,086	0,726	-0,249	-0,115
Og	0,91	0,175	0,037	0,582	0,521	-0,071
Ov	0,88	0,184	0,117	0,406	0,215	-0,257
po	0,97	0,135	0,088	0,811	0,129	-0,238
r	0,93	-0,029	0,118	0,620	-0,349	-0,003
lm	0,97	0,0755	0,032	0,820	-0,189	-0,111
ld	0,98	-0,017	-0,023	0,826	-0,057	0,205
m	0,87	-0,043	0,198	0,536	-0,546	-0,202
io	0,94	-0,039	0,206	0,630	-0,449	-0,083
hf	0,60	-0,337	0,377	0,069	-0,363	0,088
lc	0,95	0,037	-0,025	0,677	-0,388	-0,112
Объясненная дисперсия, %	29,54	1,71	1,18	10,86	4,369	3,145
Доля от общей дисперсии	0,777	0,045	0,031	0,293	0,118	0,085

втором варианте анализа, чем в первом. Они составляют 10,86, 4,37 и 3,15 % соответственно. Однако кумулятивная дисперсия во втором варианте ниже, так как преобразованные переменные в большей степени подвержены случайным факторам, чем исходные переменные в варианте 1. Поэтому дисперсия, приходящаяся на факторы больше третьего, которые считаются не достоверными и случайными, возрастает.

Факторный анализ описывает основные направления изменчивости признаков. Во втором варианте учитываются отклонения от значения признака, которое может быть вычислено, исходя из регрессионной модели, на основании длины тела. Поэтому переменные, которые использованы нами в варианте 2, отражают прежде всего степень независимости морфометрических показателей от длины тела. Фактор 1 связан с переменными, которые описывают изменчи-

вость выступающих частей тела. При этом изменения a-A, VA, L caud., cr, 11D и hf не зависят от фактора 1. Эти параметры непосредственно отражают линейные размеры тела.

Фактор 2 имеет тесную положительную корреляцию с показателями, которые описывают длину лучей хвостового плавника — L caud. ep, L caud. cent, L caud. vent. Кроме того, этот фактор отрицательно коррелирует с показателями, которые описывают форму головы рыбы — m, io, hf, lc. Таким образом, увеличение длины лучей пропеллирующего органа происходит параллельно с удлинением головы берша. Этот фактор может отражать степень прогонистости тела, что имеет важное значение для возможности увеличения скорости плавания. Такие морфологические изменения имеют особое значение для берша как быстроплавающего придонного хищника.

Фактор 3 в значительной мере описывает вариабельность a-A, VA, L caud., cr, 11D. Первые два признака указывают на изменение положения анального плавника, а последние показатели — на варьирование размеров хвостового стебля и первого спинного плавника. Эти особенности строения могут влиять на маневренность хищника при бросках во время охоты. Основным пищевым объектом берша в Днепровском водохранилище является бычок (Новицкий, 1999), поэтому, по нашему мнению, именно стремительные бросковые движения при добывании пищи этим хищником имеют особое значение.

Выделенные факторы были использованы как переменные для кластерного анализа с целью выявить морфологические группировки берша в Днепровском водохранилище. Результаты представлены на рисунке 1. Хорошо видно, что животные из различных участков водохранилища достаточно обоснованно могут быть выделены в два кластера. Кластер 1 объединил рыб с нижнего участка водохранилища, а кластер 2 — рыб со среднего участка. Дифференциация популяции берша происходит, в основном, по факторам 2 и 3. Факторы, которые выделяются при анализе морфологической изменчивости, могут рассматриваться как отражение различных аспектов морфогенеза в процессе индивидуального развития (Галактионов и др., 1995). Этими авторами показано, что порядок выделенных факторов обратен последовательности преобразований в онтогенезе —

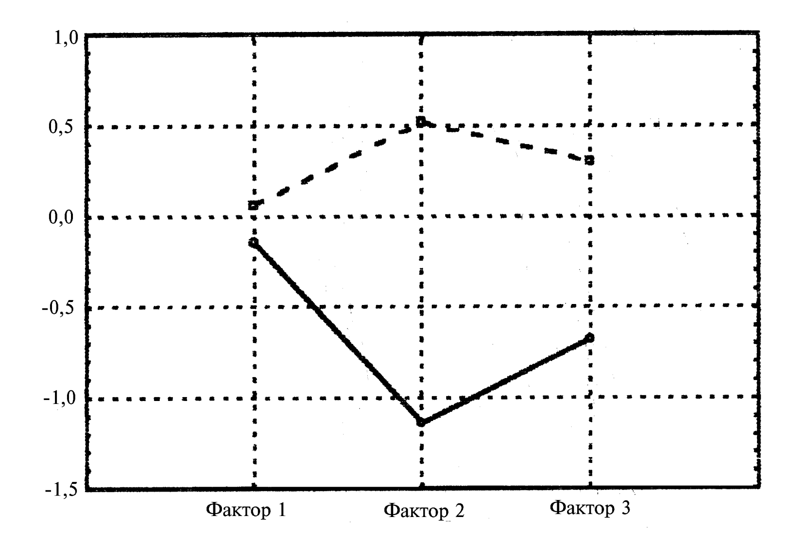


Рис. 1. Средние значения факторов морфологических группировок берша Днепровского водохранилища: кластер 1 — ———; кластер 2 — - - - -.

Fig. 1. The average factor scores of morphological groups of Volga zander of Dneprovskoye reservoir: the claster 1 — ———; the claster 2 — - - - -.

фактор 1 отвечает поздним изменениям, фактор 2 — им предшествующим и т. д. При нашей обработке результатов порядок иной. Фактор 1 отражает наиболее ранние онтогенетические преобразования. Интенсивный рост частей тела, находящихся на периферии (голова, плавниковые лучи) и изменения пропорций происходят на личиночном этапе жизни рыб (Васнецов, 1953; Смирнова, 1961 а, 1961 б). В этот период рыбы весьма требовательны к условиям биотопа, поэтому имеют весьма специализированную экологическую нишу. В различных участках водохранилища эти условия должны быть сходными. Как следствие, дифференциации по фактору 1 двух морфологических групп не наблюдается. В дальнейшем, по мере роста животных, они расширяют спектр занимаемых биотопов. В процессе развития рыб периоды постепенного развития сменяются скачкообразными преобразованиями. Резкие изменения строения у них совершаются в очень короткий срок. При этом изменяются все системы органов почти одновременно. Эти морфологические изменения неразрывно связаны с такими же быстрыми изменениями биологии. Преобразуется характер движений, приобретается возможность к новым двигательным актам и способам захвата пищи в связи с расширением трофического спектра. Рыбы при этом меняют места своего обитания и занимают новые по своему характеру стации (Васнецов, 1953). Если молодь берша обитает в литорали, то более взрослые стадии уходят на глубоководные участки водохранилища (Цыплаков, 1974). Последние стации достаточно сильно различаются в средней и нижней частях Днепровского водохранилища по своим особенностям.

Следовательно, факторный анализ морфологических показателей взрослых особей берша позволяет выявить характер преобразований в ходе онтогенеза в соответствии с изменением экологических условий обитания животных. Значения факторов могут рассматриваться как интегральные характеристики морфологического статуса рыб. В данной работе выделено 3 главных фактора, которые отражают изменения, происходящие на ранних стадиях онтогенеза, — относительное увеличение частей тела, расположенных на периферии; преобразования, связанные с приспособлением к увеличению скоростных свойств рыб; преобразования, повышающие маневренность. Первый фактор не позволяет различить рыб среднего и нижнего участков водохранилища. Прочие два являются отражением морфологической дифференциации стада берша в указанных участках.

Существование двух экологических группировок берша в Днепровском водохранилище, по нашему мнению, в первую очередь, обусловлено наличием обособленных нерестилищ. Нами отмечено, что сначала нерестятся особи с верхнего и среднего участков, а несколько позже (на неделю и более) происходит нерест производителей с нижнего, приплотинного участка Днепровского водохранилища, который прогревается гораздо медленнее (Новицкий, 1999). Выклев из икры и развитие молоди берша из разных биотопов, в силу вышеописанных причин, происходит неодинаково: быстрее на среднем участке, медленнее на нижнем.

Приуроченность берша к различным биотопам Днепровского водохранилища тесно связана также с наличием кормовых ресурсов. Зона литорали верхнего и среднего участков водохранилища более обширная с богатой кормовой базой, наиболее полно удовлетворяющая пищевые потребности этого хищника — бентофага, что и отражается в более высоких размерно-весовых показателях локальной группировки берша со среднего участка (табл. 3).

При сравнении морфологических признаков берша из различных локальных группировок нами использован коэффициент CD, которым пользуются при выделении подвидов. Показатель подвидового различия имеет значение 1,28

Таблица 3. Размерно-весовые показатели локальных группировок берша из различных участков Днепровского водохранилища

Table 3. The growth and mass characteristics of the local groups of Volga zander from different part Dneprovskoye reservoir

Возраст	Особи берша со среднего участка (n = 26)		Особи берша с нижнего участка (n = 27)	
	M	min-max	M	min-max
3+	23,4 / 180,1	20,0–26,0 / 136–244	22,8 / 162,8	19,0–26,0 / 86–214
4+	28,6 / 329,4	26,0–31,5 / 268–400	26,1 / 264,6	27,0–30,0 / 100–390
5+	32,2 / 435,7	30,0–34,0 / 308–507	29,3 / 353,3	27,0–31,5 / 280–400

Примечание. Над чертой — средняя длина тела, см. Под чертой — средняя масса тела, г.

Таблица 4. Сравнение пластичных признаков берша из различных локальных группировок Днепровского водохранилища

Table 4. The comparison of the plastic characters of Volga zander from different part Dneprovskoye reservoir

Признак	Особи со среднего участка водохранилища (n = 37)					Особи с нижнего участка водохранилища (n = 10)					
	M	m	min	max	S	M	m	min	max	S	CD
L, мм	256	29	180	335		268	28	226	336		
В % L:											
aD	30,86	1,14	27,60	39,81	6,0	30,04	1,29	26,67	32,77	1,71	0,11
aV	30,51	1,41	18,26	41,12	7,2	30,10	1,24	27,59	32,36	1,54	0,05
PV	6,80	1,55	4,07	9,31	2,3	5,14	0,69	3,46	7,60	1,06	0,50
VA	26,32	2,53	16,99	38,22	7,9	26,93	2,99	16,93	31,85	4,35	0,05
Lcaud	28,51	1,51	15,26	35,93	6,8	28,63	0,79	26,28	30,49	1,14	0,01
l1D	26,83	1,80	7,03	32,62	9,8	26,90	1,00	24,82	28,21	1,21	0,01
l2D	28,57	1,11	25,52	36,12	7,1	27,89	0,95	25,68	29,19	1,19	0,08
h1D	15,00	0,84	11,76	20,00	3,2	15,55	1,02	12,85	16,97	1,31	0,12
h2D	14,49	0,90	12,08	18,46	2,9	14,43	1,13	11,91	16,81	1,46	0,01
lV	18,42	0,89	16,15	23,69	3,5	17,77	1,13	15,30	20,59	1,50	0,13
hA	15,65	1,12	11,79	20,56	3,3	14,24	1,02	0,00	15,76	6,91	0,14
c	26,40	0,84	23,91	33,18	4,9	24,54	1,29	22,27	27,03	1,61	0,29
hc	10,00	0,44	9,23	12,52	1,7	9,77	0,48	8,60	10,84	0,65	0,10
Og	6,32	0,36	5,53	7,94	1,1	5,95	0,30	5,33	6,39	0,38	0,26
Ov	5,40	0,35	4,64	6,54	0,9	5,17	0,31	4,72	6,09	0,42	0,18
po	13,98	0,53	12,86	17,01	3,3	13,66	0,48	12,20	14,67	0,70	0,08
r	6,35	0,34	5,60	8,04	1,3	6,34	0,30	5,54	6,89	0,42	0,01
m	2,83	0,18	2,48	3,74	0,5	2,88	0,29	2,38	3,40	0,35	0,06
io	4,29	0,18	3,81	5,51	0,9	4,24	0,24	3,69	4,62	0,29	0,03

(общее неперекрывание признака достигает 90%) и выше, но лучше, когда он равен 1,55 (Майр, 1971). Значение CD в нашем случае далеко не достигает единицы и самое большое неперекрывание признаков не достигает даже 75% (табл. 4). Это свидетельствует о морфологической близости и относительной стабильности локальных группировок берша в составе его популяции в Днепровском водохранилище.

Таким образом, использование методов многомерной статистики в изучении внутривидовой изменчивости рыб позволяет выявлять и интерпретировать скрытую структуру исследуемого объекта. Исследование комплекса экстерьерных признаков берша Днепровского водохранилища дало возможность наблю-

дать ход микроэволюционных процессов, приведших к появлению локальных группировок в водохранилищной популяции этого вида. Несомненно, мы наблюдаем образование так называемых биотопических (экологических) форм, обеспечивающих виду возможность занимать различные местообитания и осваивать различные, в первую очередь пищевые, ресурсы.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М. ; Л. : АН СССР, 1953. — С. 207–217.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Пикулик М. М., Косова Л. В. Онтогенетические механизмы морфологической адаптации остромордой лягушки (Anura, Ranidae) к физико-географическим факторам среды // Вестн. зоологии. — 1995. — № 1. — С. 55– 61.

Даниленко Т. П. Половой цикл берша Stizostedion volgensis (Gmelin) Запорожского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1991. — **27**, № 2. — С. 33–39.

Кудерский Л. А. Современный ареал рыб рода Lucioperca и история его формирования // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. — 1966. — № 4, вып. 1. — С. 187–214.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М. : Мир, 1971. — 454 с.

Новицкий Р. А. Экологическая характеристика берша Stizostedion volgensis (Pisces, Percidae) Днепровского водохранилища // Вестн. зоологии. — 1999. — **33**, № 6. — С. 63–72.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

Смирнова Е. Н. Морфо-экологические особенности развития кутума Rutilus frisii cutum Kamensky // Тр. ИМЖ АН СССР. — 1961 а. — Вып. 33. — С. 3–29.

Смирнова Е. Н. Развитие кубанской шемаи Chalcalburnus chalcoibes Schischkovi (Drensk.) в эмбриональном и личиночном периодах жизни // Тр. ИМЖ АН СССР. — 1961 б. — С. 30–62.

Федоненко О. В. Еколого-фізіологічна характеристика основних промислових видів риб Запорізького водосховища в умовах антропогенного забруднення : Автореф. дис...канд. с.-г. наук. — Київ, 1995. — 20 с.

Цыплаков Э. П. Рыбохозяйственное значение мелководной зоны Куйбышевского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — **89**. — С. 137–150.

Шерстюк В. В., Гусынская С. Л., Шевченко П. Г. Экология питания тюльки в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. — 1994. — **30**, № 3. — С. 16–25.